

УСПЕХИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПАРАЗИТОЛОГИИ — СООБЩЕСТВА ПАЗАРИТОВ

Д. С. Холмс

Рассмотрены некоторые проблемы общей паразитологии, связанные с понятием «сообщество паразитов».

Экологическая паразитология была определена Догелем (1964) как «...изучение взаимосвязи между паразитофауной, рассматриваемой как единое целое, с одной стороны, и изменениями окружающей среды и физиологических условий хозяина — с другой». Хотя Догель выделял паразитическую фауну, рассматриваемую как единое целое, значительная часть последующих работ в области экологической паразитологии касалась популяционной динамики отдельных видов паразитов. Блестящий обзор современного состояния этого аспекта экологической паразитологии был недавно опубликован Кеннеди (1985). Поэтому я вернусь к первоначальной синэкологической точке зрения и рассмотрю последние достижения в области экологии «сообществ паразитов».

Экологи употребляют термин «сообщество» в двух смыслах: все организмы данной экосистемы или группы организмов, по-разному ограниченных, обитающих в одном и том же месте. Те, кто изучает сообщество в первом смысле, обычно уделяют главное внимание пищевым цепям и закономерностям потока энергии или пищевому циклу в экосистеме. Те, кто изучает сообщество во втором аспекте, часто уделяют внимание видам того же трофического уровня, зачастую принадлежащим одному и тому же таксону, и обычно подчеркивают различия в том, как виды используют ресурсы или каким-либо другим образом взаимодействуют со средой. Термин «сообщество паразитов» употреблен мной именно в этом втором смысле. В большинстве случаев «сообщество» включает только часть паразитоценоза. Многие из моих статей, например, касаются сообществ гельминтов кишечника и не касаются простейших и других микроорганизмов, которые живут в одном и том же органе, и паразитов, живущих где-либо в другой части внутри или снаружи хозяина. Хотя это упрощение имеет свои проблемы, оно все же снижает сложность системы до уровня, более удобного для изучения. В остальной части этой статьи я уделю внимание этим группам, включающим меньшее количество разновидностей животных, и буду употреблять термин «сообщество паразитов».

За последние 10 лет заметно возрос интерес к экологии этих сообществ. Такое усиление интереса, по-видимому, стимулировано тем, что ученые изменили направление исследований от описания закономерностей сообществ паразитов и перешли к освещению процессов, которые приводят к этим закономерностям. Описательный подход использовали паразитологи всего мира в течение длительного времени, но он получил толчок в англоязычных странах в связи с публика-

цией Догелем, Петрушевским и Полянским «Паразитологии рыб» (1961) и «Общей паразитологии» Догеля (1964). Этот подход был чрезвычайно продуктивен и все еще является наиболее часто используемым подходом в изучении сообществ паразитов. Он помог выявить большое число факторов, воздействующих на эти сообщества, и показал, что многие факторы обычно воздействуют на любое сообщество. Он привел ко многим практическим аспектам применения таким, как использование паразитов в качестве экологических маркеров, которые дают информацию о пище, миграционных привычках и поведении их хозяев (Margolis, 1965), как использование паразитов с целью распознавания стай морских рыб (MacKenzie, 1986), что, по крайней мере в одном случае (Margolis, 1963), облегчило выполнение международного соглашения по правилам рыболовства. Однако это не привело к появлению крупных обобщений, которые позволили бы паразитологам предсказывать признаки паразитоценоза ранее неисследованного вида хозяев.

Главная причина такой неспособности заключается в том, что сходные особенности паразитоценозов могут быть результатом действия очень различных динамических процессов (Schluter, 1984). Однако одни и те же процессы, действующие в одинаковых условиях, должны вызывать одинаковые закономерности; эта предсказуемость делает математическое моделирование и экспериментирование вполне выполнимыми. Таким образом, то, что внимание ученых теперь стало сосредоточиваться на процессах (динамике), вызывающих определенные закономерности, явилось логическим шагом в развитии как экологической паразитологии, так и в экологии сообществ в целом (Price, 1986). Во многих последних статьях по экологической паразитологии (Кеннеди, 1981; Rohde, 1979; Brooks, 1980; Price, 1980, 1984a, 1984b, 1986; Holmes, 1983, 1986; Toft, 1986) изучается такая связь между закономерностью и процессом. Большинство ученых пытается оценить относительную роль процессов взаимодействия по отношению к процессам, связанным с независимыми адаптациями паразитов, но некоторые ученые (например, Holmes, 1986; Kennedy *et al.*, 1986) подчеркивают, что сообщества существуют на различных уровнях (например, внутри особи хозяина, в озере или какой-либо другой единице среды) и что процессы могут оказывать первичное воздействие на одном из этих уровней. Я попытаюсь синтезировать материал из этих работ и представить его таким образом, чтобы осветить процессы, действующие внутри отдельных особей хозяев, процессы, влияющие на передачу от одного хозяина к другому, но внутри одной и той же единицы среды, и процессы, влияющие на колонизацию или передвижение от одной среды к другой.

ДИНАМИКА ВНУТРИ ХОЗЯИНА

Паразитологи сосредоточили свое внимание на двух комплексах процессов, которые действуют внутри отдельных хозяев. Первый комплекс определяет специфичность паразитов, т. е. обеспечивает ли хозяин структурные или физиологические условия, необходимые для развития паразита (или, напротив, обладает ли хозяин иммунологическими или другими защитными реакциями, которые могут предотвратить развитие паразита). Важность этого комплекса процессов была убедительно показана на примере тяжелых болезней, вызываемых хорошо приспособляющимися паразитами, обычно не наблюдаемыми у людей, кроме лиц, страдающих синдромом приобретенного иммунодефицита (СПИД) или другими нарушениями иммунной системы (Schantz, 1986). Хотя эти процессы важны, их действие, по-видимому, оказывается барьером, предотвращающим развитие большинства паразитов, проникающих в животное.

Другой комплекс процессов определяет характерные признаки ниш паразитов; внимание было направлено главным образом на относительную роль процессов, при которых имеет место взаимодействие, и процессов, при которых

взаимодействия не наблюдается. Принимались во внимание три комплекса процессов: специализация (Price, 1980, 1984a, 1984b); факторы, связанные с размножением паразитов, либо концентрация для перекрестного оплодотворения, либо усиление репродуктивных барьеров (Rhode, 1979; Rhode, Hobbs, 1986); и взаимодействия, т. е. или конкуренция или мутуализм (Holmes, 1973; Shostak, Dick, 1986).

Особь, относящиеся к одному и тому же виду хозяина, дают наиболее сходные примеры среды, доступные биологу, ведущему полевые исследования. Таким образом, паразиты внутри этих особей представляют подобие сообщества; именно внутри каждого из этих сообществ происходят процессы, определяющие ниши паразитов, включающие какие-либо прямые взаимодействия. Это позволяет провести статистический анализ признаков этих сообществ или данных о процессах, таких как взаимодействие, и дает мощное орудие в изучении и закономерности, и процесса.

Каждое животное, являющееся хозяином, представляет множество различных мест обитания для паразитов. Хотя взаимодействовать могут даже паразиты, занимающие различные места обитания, вероятность их взаимодействий выше, если они обитают совместно. Некоторые места обитания, такие как жабры рыб (Rhode, 1981), пространственно и функционально сложны, и их очень трудно анализировать. С другой стороны, кишечник — это сравнительно простая трубка со значительной изменчивостью структуры слизистый или физиологических условий, связанных с положением паразита вдоль ее длины (Crompton, 1973; Mettrick, 1980). В первом приближении кишечник можно рассматривать как одномерный, линейный градиент (Bush, Holmes, 1983, 1986b) с микросредой и другими особенностями ниши паразита, зависящими от расстояния от желудка. Так как паразиты тонкой кишки обычно не занимают всего кишечника, а только его часть, они дают хороший материал для анализа процессов, определяющих его ниши.

Анализ литературных данных позволил сделать следующие прогнозы: особи видов, ниши которых определяются главным образом ограничительными факторами, связанными со специализацией, должны всегда занимать те же самые участки обитания и не должны реагировать на присутствие других видов (за исключением тех случаев, когда другие виды изменяют среду); у сообществ таких видов эти виды должны быть рассеяны в кишечнике в беспорядке с наличием многих свободных ниш (Price, 1984a, 1984b). Особи видов, ниши которых определяются главным образом ограничительными факторами, связанными с размножением, могут скапливаться везде, где бы они не находились, но не обязательно в одном и том же месте, и должны реагировать на присутствие близкородственных видов, но не на присутствие неродственных видов, питающихся таким же способом; виды сообществ должны быть распределены в кишечнике в неопределенном порядке, но близкородственные виды должны быть разделены большим расстоянием с наличием свободных ниш (Rhode, 1979; Rhode, Hobbs, 1986). Особи видов, ниши которых определены главным образом взаимодействием, должны быть способны жить в кишечнике в большом количестве, но должны, как правило, занимать только часть этого ареала и реагировать на присутствие других видов, которые питаются таким же образом; виды в сообществах должны быть равномерно распределены в кишечнике с немногими свободными нишами (Bush, Holmes, 1986b). Следует отметить, что отдельный вид может быть подвержен действию более чем одного из этих ограничительных факторов и что сообщества могут включать виды, ниши которых определяются главным образом различными ограничительными факторами (Hobbs, 1980; Shostak, 1986). Также следует отметить, что показатели соответствия (рост, созревание или плодовитость), обычно используемые при изучении популяции паразитов, редко применяют при изучении сообществ паразитов. Однако такие меры имеют огромные важности, особенно если их объединить с информацией

об участках, занятых паразитами (Shostak, 1986), и должны быть включены в изучение сообществ, когда это оказывается возможным.

Относительная роль, которую каждый из этих процессов играет в сообществе, должна зависеть от числа и размера имеющихся популяций паразитов; взаимодействия должны играть более важную роль у сообществ с многочисленными популяциями многих видов, но не обязательно должны ими ограничиваться (примеры отсутствия взаимодействий в небольших сообществах см. Kennedy, 1981, 1985a; пример существенных взаимодействий в большом сообществе см. Bush, Holmes, 1986a, 1986b). Такие сложные сообщества, по-видимому, легче обнаружить у птиц и млекопитающих, чем у пресноводных рыб (Kennedy *et al.*, 1986).

Кроме того, у паразитов обычно большая часть особей скапливается у незначительной части особей хозяев (Crofton, 1971; Anderson, Gordon, 1982). Если паразиты распространены среди особей хозяина независимо друг от друга, тогда многочисленные популяции одних будут обычно связаны с многочисленными популяциями других, сокращая вероятность взаимодействия (Dobson, 1985). Однако ряд последних тщательных исследований показал, что большинство обычных паразитов, входящих в сложное сообщество, могут количественно соответствовать друг другу у различных особей хозяина (Barger, 1984; Bush, Holmes, 1986a). Это показало, что способ передачи этих видов паразитов, возможно, каким-то образом взаимосвязан или что они реагируют одинаково на одно и то же свойство хозяина. В таких случаях вероятность взаимодействий не только возрастает, но эти взаимодействия также охватывают значительную часть паразитов.

Значение любых взаимодействий частично должно зависеть от частоты, с которой они встречаются; таким образом, важна частота совместной встречаемости паразитов. Виды, которые занимают места обитания разреженно, подобно особям хозяина, обычно имеют бимодальную частоту (по крайней мере локально), причем одна группа видов («основные» виды) встречается не только часто, но и обладает высокой плотностью популяции, а другая группа (сопутствующие виды) встречается редко и обычно характеризуется низкой плотностью (Hanski, 1982). Когда преобладают такие условия, взаимодействия, важные для структуры сообществ, должны быть взаимодействиями между основными видами; уделение внимания этим основным видам может значительно облегчить выявление процессов и закономерностей (Holmes, 1986; Bush, Holmes, 1986a, 1986b). Взаимодействия, по всей вероятности, не играют важной роли у хозяев с очень небольшим числом основных видов.

ДИНАМИКА ТРАНСМИССИИ

Эти процессы действуют внутри биотопа и определяют число и типы паразитов, которые заражают отдельных особей хозяина. Опять, по-видимому, имеется два типа процессов: один, определяющий размер и состав всей массы инвазионных стадий, проникающих в отдельные особи хозяина, и второй, определяющий размер и состав паразитов, заразивших данную особь.

Основные процессы, определяющие комплекс инвазионных¹ стадий, это процессы, воздействующие на популяционную динамику отдельных видов паразитов. Все математические модели популяционной динамики паразитов включают размер популяции хозяина, как определяющий фактор; большие популяции хозяев могут поддерживать паразитов с более низким уровнем размножения или заражения, чем малочисленные (Anderson, May, 1979). Кроме того, инвазионные стадии паразитов хозяев с большими популяциями должны быть более многочисленными, чем у паразитов хозяев с низкой числен-

¹ У автора — инфекционные стадии.

ностью популяции. Поэтому важна не только абсолютная численность популяции хозяев, но и ее соотношение к численности популяции других хозяев. Совокупность стадий заражения также будет зависеть от популяции паразитов так, что паразиты с многочисленными популяциями (основные виды) будут составлять большую часть инвазионных стадий по сравнению с паразитами с малочисленными популяциями. Тогда только на основании количественных показателей отдельные особи хозяина, по всей вероятности, будут подвергаться воздействию основных паразитов наиболее массовых видов хозяев. В таких условиях паразиты более многочисленного хозяина могут заменить таковых менее многочисленного. Примеры такого распространения паразитов от многочисленных к менее многочисленным хозяевам приведены в ряде работ (Wisniewski, 1958; Leong, Holmes, 1981); пример, в котором паразит многочисленного хозяина вытеснил паразита менее многочисленного хозяина, приведен у Ле Жамбра (LeJambre, 1983).

Эти основные закономерности могут заметно изменяться под влиянием процессов, которые влияют на приобретение паразитов отдельными особями хозяина. Энергетические потребности у теплокровных животных или животных с высоким уровнем активности делают необходимыми более высокие уровни питания. В свою очередь высокие уровни питания должны увеличить подверженность паразитам, получаемым с пищей. Кеннеди (Kennedy *et al.*, 1986) предполагает, что более крупные и более сложные сообщества паразитов птиц и млекопитающих по сравнению с таковыми рыб возможно являются функцией энергетических потребностей гомеотермных животных.

Паразиты, приобретенные с пищей, также подвергаются воздействию стратегии сбора пищи или других процессов, влияющих на питание. Хозяева, которые питаются более разнообразной пищей, обычно подвергаются воздействию очень разнообразных паразитов; те, которые интенсивно питаются за счет немногих объектов, могут быть подвержены сильному заражению ограниченным числом паразитических видов (Kennedy *et al.*, 1986).

ДИНАМИКА КОЛОНИЗАЦИИ ²

Почти все ландшафты представляют собой мозаику мест обитания, причем каждый тип таковых встречается в виде отдельных пятен в этой мозаике. Эта закономерность особенно очевидна, когда речь идет о пресноводных биотопах, где обитают водоплавающие птицы, которых я обычно изучаю. Процессы, определяющие динамику колонизации — это процессы, зависящие от численности и видового состава, населяющего данное место обитания. Каждый биотоп является по сути островом; поэтому соответствующие процессы — это процессы, хорошо известные из островной биогеографии — колонизация, вымирание, местная эволюция (MacArthur, Wilson, 1967). В большинстве случаев, когда теорию биогеографии применяют к паразитам, вид хозяина также является как бы «островом» (например, Dritschilo *et al.*, 1975; Freeland, 1979; Price, Clancy, 1983). При нашем подходе островом является биотоп; таким подходом можно избежать критики (Kuris *et al.*, 1980; Boucot, 1983).

Согласно теории островной биогеографии главные факторы, определяющие колонизацию, это размер острова, разнообразие биотопов (обычно связанное с его размером), расстояние от места обитания вселенцев и период времени, предоставленный для колонизации. Для паразитов следует включить также подвижность их хозяев (Kennedy *et al.*, 1986); паразиты птиц или морских рыб, хозяева которых могут быстро перемещаться из одной части среды в другую,

² Под термином «колонизация» автор имеет в виду проникновение паразитов в новые места обитания.

могут колонизовать новые биотопы значительно быстрее, чем паразиты пресноводных рыб, передвижение хозяев которых из одного биотопа в другой сильно ограничено.

Главные факторы, определяющие вымирание, — это размер острова (вероятно, действующий через размер популяций обитателей) и стабильность или предсказуемость биотопов острова. Изучение свободноживущих организмов, в особенности артропод и других животных с коротким сроком генерации, показало, что для местных популяций уровень вымирания может быть удивительно высоким, но что такое вымирание может быть неочевидным вследствие «эффекта спасения» при повторной колонизации (Schoener, 1983). Паразиты со сложным жизненным циклом, который зависит от наличия нескольких видов хозяина, а также условий окружающей среды, подходящих для их свободноживущих стадий, должны иметь показатель вымирания выше, чем свободноживущие виды. Однако, хотя было ранее уже отмечено локальное вымирание (Kennedy, 1985b), паразитологи не уделяли этому процессу большого внимания.

Согласно теории островной биогеографии число видов, имеющих на острове, будет определяться равновесием между процессами вселения и вымирания, так что большее число видов следует ожидать на старых, больших, стабильных островах, близко расположенных к источнику вселенцев. Паразитологи получили данные, подтверждающие каждый из этих факторов (Kennedy, 1978a; Esch e. a., 1979), но также получили и противоположные сведения (Kennedy, 1978a).

Последний процесс, влияющий на число имеющихся видов, — локальная эволюция — в последние годы все более привлекает внимание паразитологов (Brau, 1986), по мере того как стало очевидным значение различий в адаптациях локальных штаммов, рас и формирующихся видов. Прайс (Price, 1980) отметил причины и данные, показывающие, что паразиты обладают способностью быстро эволюционировать. Большое количество дополнительной информации было представлено во множестве публикаций о развитии устойчивости к медикаментозным препаратам у самых различных паразитов. Однако большая часть данных позволяет предположить, что локальная эволюция приводит главным образом к повышенной адаптации паразитов к местным условиям, а не к увеличению числа видов в местных сообществах паразитов.

СИНТЕЗ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Становится очевидным из сопоставления характера этого обзора с обзором Кеннеди (Кеннеди, 1985), что изучение экологии сообществ паразитов не настолько далеко продвинулось, как изучение экологии паразитических популяций. Все же, с моей точки зрения, за последние несколько лет были сделаны важные шаги в этом направлении. В основном они связаны с тем, что ученые стали уделять внимание не закономерностям, а процессам, которые приводят к этим закономерностям; это должно побудить внедрение математического моделирования и проведения экспериментов, что позволило бы поставить новые вопросы в области популяционной биологии. Уделение внимания этому процессу подчеркнуло важность иерархической природы сообществ паразитов и того, какие процессы возможно играют наиболее важную роль на каждом уровне. Это показало, что природа сообществ паразитов на уровне отдельной особи хозяина зависит от воздействия тех факторов, которые определяют набор видов паразитов и от того, до какой степени виды, входящие в этот набор, подвергаются действию факторов, влияющих на специфичность хозяев или приживаемость и развитие паразитов.

Дальнейшее развитие экологии сообществ паразитов потребует взаимодействия теоретиков, экспериментаторов и полевых биологов, как и в случае с эко-

логией популяций паразитов (Кеннеди, 1985); теоретики должны дать более сложные модели, так как существующие модели, специально направленные на сообщества паразитов, ограничены влиянием смертности хозяев, вызванной паразитом (Dobson, 1985). Экспериментаторы должны проверить выводы этих моделей, а полевым паразитологам нужно оценить, применимы ли такие утверждения к полевым условиям. Каждый из этих подходов, по-видимому, будет продуктивен, если он будет применен к соответствующему уровню сообщества паразитов.

Экологическая паразитология значительно выросла после раннего синтеза, сделанного Догелем, по крайней мере того, что касается наших знаний о том, каковы главные вопросы. Мы пока еще не очень далеко продвинулись в направлении к нашей цели в способности предсказывать особенности паразитоценозов у новых неизученных видов хозяина или даже у хорошо известного хозяина в других условиях. Но это — увлекательная область исследований, в которой каждый год появляются новые движения; она представит интересные возможности новым поколениям паразитологов, которые будут использовать новые методы с целью дальнейших открытий.

Л и т е р а т у р а

- Кеннеди К. Р. Динамика паразитоценозов в британских пресноводных экосистемах. — Тр. ЗИН АН СССР, 1981, т. 108, с. 9—22.
- Кеннеди К. Р. Популяционная биология паразитов: современное состояние и перспективы. — Паразитология, 1985, т. 19, вып. 5, с. 347—356.
- Anderson R. M., Gordon D. M. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. — *Parasitology*, 1982, vol. 85, p. 373—398.
- Anderson R. M., May R. M. Population biology of infectious diseases. — *Nature*, 1979, vol. 280, p. 361—367.
- Barger I. A. Correlations between numbers of enteric nematode parasites in grazing lambs. — *Int. J. Parasitol.*, 1984, vol. 14, p. 587—589.
- Boucot A. J. Area-dependent richness hypothesis and rates of parasite / pest evolution. — *American Naturalist*, 1983, vol. 121, p. 294—300.
- Bray R. A. Patterns in the evolution of marine helminths. — In: *Parasitology — Quo Vadit?* (Proceedings of the Sixth International Congress of Parasitology). (Ed. Howell M. J.). Brisbane, 1986, p. 337—344.
- Brooks D. R. Allopatric speciation and non-interactive parasite community structure. — *Systematic Zoology*, 1980, vol. 30, p. 192—203.
- Bush A. O., Holmes J. C. Niche separation and the broken-stick model: use with multiple assemblages. — *The Amer. Naturalist*, 1983, vol. 122, p. 849—855.
- Bush A. O., Holmes J. C. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. — *Can. J. Zoology*, 1986a, vol. 64, p. 132—141.
- Bush A. O., Holmes J. C. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community. — *Can. J. Zoology*, 1986b, vol. 64, p. 141—152.
- Crofton H. D. A model of host-parasite relationships. — *Parasitology*, 1971, vol. 63, p. 343—364.
- Crompton D. W. T. The sites occupied by some parasitic helminths in the alimentary tract of vertebrates. — *Biol. Reviews of the Cambridge Philosoph. Society*, 1973, vol. 48, p. 27—83.
- Dobson A. The population dynamics of competition between parasites. — *Parasitology*, 1985, vol. 91, p. 317—347.
- Dogiel V. A. General Parasitology. English Edition. Edinburgh, London, 1964.
- Dogiel V. A., Petrushevski G. K., Polyanski Yu. I. Parasitology of Fishes. English Edition. Edinburgh, London, 1961.
- Dritschilo W., Cornell H., Nafus D., O'Connor B. Insular biogeography: of mice and mites. — *Science*, 1975, vol. 190, p. 467—469.
- Esch G. W., Gibbons J. W., Bourque J. E. Species diversity of helminth parasites in *Crysemys s. scripta* from a variety of habitats in South Carolina. — *J. Parasitol.*, 1979, vol. 65, p. 633—638.
- Freeland W. J. Primate social groups as biological islands. — *Ecology*, 1979, vol. 60, p. 719—728.
- Hanski I. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. — *Oikos*, 1982, vol. 38, p. 210—221.
- Hobbs R. P. Interspecific interactions among gastrointestinal helminths in pikes of North America. — *Am. Midland Naturalist*, 1980, vol. 103, p. 15—25.

- Holmes J. C. Site selection by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminths communities. — *Can. J. Zoology*, 1973, vol. 51, p. 333—347.
- Holmes J. C. Evolutionary relationships between parasitic helminths and their hosts. — In: *Coevolution*. (Ed. Futuyma D. J., Slatkin M.). Sunderland, Massachusetts. 1983, p. 161—185.
- Holmes J. C. The structure of helminth communities. — In: *Parasitology — Quo Vadit?* (Proceedings of the Sixth International Congress of Parasitology). (Ed. Howell M. J.). Brisbane, 1986, p. 203—208.
- Kennedy C. R. An analysis of the metazoan parasitocoenoses of brown trout *Salmo trutta* from the British Isles. — *J. Fish Biology*, 1978a, vol. 13, p. 225—263.
- Kennedy C. R. The parasite fauna of resident char *Salvelinus alpinus* from Arctic Islands, with special reference to Bear Island. — *J. Fish Biology*, 1978b, vol. 13, p. 457—466.
- Kennedy C. R. Site segregation by species of *Acanthocephala* in fish, with special reference to eels, *Anguilla anguilla*. — *Parasitology*, 1985a, vol. 90, p. 375—390.
- Kennedy C. R. Interactions of parasite populations: To perpetuate or pioneer? — In: *Host and Parasite Populations: Genetics and Ecology*. (Ed. Rollinson D., Anderson R. M.). London, 1985b, p. 1—20.
- Kennedy C. R., Bush A. O., Aho J. M. Patterns in helminth communities: why are birds and fish different? — *Parasitology*, 1986, vol. 93, p. 205—215.
- Kuris A. M., Blaustein A. R., Alio J. J. Hosts as islands. — *Am. Naturalist*, 1980, vol. 116, p. 570—586.
- LeJambre L. F. Pre-mating barriers to species hybridization in *Haemonchus*. — *Int. J. Parasitol.*, 1983, vol. 13, p. 365—370.
- Leong T. S., Holmes J. S. Communities of metazoan parasites in open water fishes of Cold Lake, Alberta. — *J. Fish Biology*, 1981, vol. 18, p. 693—713.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. *The theory of Island Biogeography*. Princeton, New Jersey, 1967.
- MacKenzie K. Parasites as indicators of host populations. In: *Parasitology — Quo Vadit?* (Proceedings of the Sixth International Congress of Parasitology). (Ed. Howell M. J.). Brisbane. 1986, p. 345—352.
- Margolis L. Parasites as indicators of the geographical origin of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), occurring in the North Pacific Ocean and adjacent seas. — *Bull. Int. North Pacific Fish Commission*, 1963, N 11, p. 101—156.
- Margolis L. Parasites as an auxiliary source of information about the biology of Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*). — *J. Fish. Research Board of Canada*, 1965, vol. 22, p. 1387—1395.
- Mettrick D. F. The intestine as an environment for *Hymenolepis diminuta*. — In: *Biology of the tapeworm Hymenolepis diminuta*. (Ed. Arai H. P.). N. Y., 1980, p. 281—356.
- Price M. V. Introduction to the symposium: Mechanistic approaches to the study of natural communities. — *Am. Zoologist*, 1986, vol. 26, p. 3—4.
- Price P. W. *Evolutionary Biology of Parasites*. Princeton, New Jersey, 1980.
- Price P. W. Alternative paradigms in community ecology. — In: *A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems*. (Ed. Price P. W., Slobodchikoff C. N., Gaud W. S.). N. Y., 1984a, p. 353—383.
- Price P. W. Communities of specialists: vacant niches in ecological and evolutionary time. — In: *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. (Ed. Strong D. R., Simberloff D. S., Abele L., Thistle A. B.). Princeton, New Jersey, 1984b, p. 510—523.
- Price P. W. Evolution in parasite communities. — In: *Parasitology — Quo Vadit?* (Proceedings of the Sixth International Congress of Parasitology). (Ed. Howell M. J.). Brisbane, 1986, p. 209—214.
- Price P. W., Clancy K. M. Patterns in number of helminth parasite species in freshwater fishes. — *J. Parasitology*, 1983, vol. 69, p. 449—454.
- Rhode K. A critical evaluation of intrinsic and extrinsic factors responsible for niche restriction in parasites. — *Am. Naturalist*, 1979, vol. 114, p. 648—671.
- Rhode K. Niche width of parasites in species-rich and species-poor communities. — *Experientia*, 1981, vol. 37, p. 359—361.
- Rhode K., Hobbs R. P. Species segregation: competition or reinforcement of reproductive barriers? — In: *Parasite Lives*. (Ed. Cremin M., Dobson C., Moorhouse D. E.). St. Lucia, Australia, 1986, p. 189—199.
- Schantz P. M. Changing patterns of parasitic disease: Old enemies and new invaders — the battle wages on. — In: *Parasitology — Quo Vadit?* (Proceedings of the Sixth International Congress of Parasitology). (Ed. Howell M. J.). Brisbane, 1986, p. 697—710.
- Schluter D. A variance test for detecting species associations with some sample applications. — *Ecology*, 1984, vol. 65, p. 998—1005.
- Schoener T. W. Rate of species turnover decreases from lower to higher organisms: a review of the data. — *Oikos*, 1983, vol. 41, p. 372—377.
- Shostak A. W., Dick T. A. Intestinal pathology in northern pike, *Esox lucius* L., infected with *Trienophorus crassus* Forel, 1868 (Cestoda: Pseudophyllidea). — *J. Fish Diseases*, 1986, vol. 9, p. 35—45.

- Shostak A. W. Sources of variability in life history characteristics of the annual phase of *Triaenophorus crassus* (Cestoda: Pseudophyllidea). Ph. D. Thesis, Winnipeg, Manitoba, 1986.
- Toft C. A. Communities of species with parasitic life styles. — In: Community Ecology. (Ed. Diamond J., Case T. J.). N. Y., 1986, p. 445—463.
- Wisniewski W. L. Characterization of the parasitofauna of a eutrophic lake. — Acta Parasitol. Polonica, 1958, vol. 6, p. 1—64.

Университет провинции
Альберта Эдмонтон,
Альберта, Канада

Поступила 6.06.1987

PROGRESS IN ECOLOGICAL PARASITOLOGY — PARASITE COMMUNITIES

J. C. Holmes

S U M M A R Y

Many of the major development in the field of parasite community ecology have been due to a switch in focus from a search for pattern to investigation of the processes that produce those patterns. This switch has been accompanied by a recognition that different processes operate at the scale of the individual host (processes determining host specificity and attributes of the niches of the parasites), within the unit of habitat (processes determining population dynamics, exchange of parasites, and transmission), and among units of habitat (processes determining colonization, extinction, or local speciation of parasites). Further developments are likely to depend upon the coordinated use of models, experimental approaches, and field observations aimed at clarifying the conditions under which the processes at each scale became particularly important.
